DOI:10.11931/guihaia.gxzw202406033

蒙古沙冬青功能性状及其环境适应特征研究

李蕾，丁甲，唐逸芸，杨宏玉，冯金朝，石莎*
（ 中央民族大学 生命与环境科学学院，北京 100081 ）

摘　要：为探究我国西北荒漠地区珍稀濒危物种蒙古沙冬青（*Ammopiptanthus mongolicus*）在气候变化下的适应特征，对内蒙古、宁夏、甘肃沙砾质生境的天然蒙古沙冬青功能性状进行测定分析，基于自适应帕尔默干旱指数(self-calibrating Palmer Drought Severity Index，scPDSI)，探讨研究样地干旱状况、蒙古沙冬青功能性状及其对环境因子的适应特征。结果表明：（1）蒙古沙冬青种内变异系数为7.06%~39.54%，叶形态及其结构组成变异程度较大。（2）研究区域趋于湿润化，蒙古沙冬青叶干物质含量、叶厚、叶柄长度、叶柄干重、叶柄鲜重、蒸腾速率显著性减小（P<0.05），叶鲜重、叶长、叶形指数、水分利用效率显著性增大（P<0.05）。（3）蒙古沙冬青叶片功能性状受环境条件影响显著，主要环境因子包括土壤砂粒含量、年均风速、土壤粘粒含量、年均潜在蒸散发量等。（4）蒙古沙冬青植物性状网络(plant trait networks，PTNs)以整体松散、局部聚集的方式适应沙质地生境，而在砾质地生境中以性状协同的方式生长。综上所述，蒙古沙冬青在不同环境条件下表现为不同的性状特征及适应策略，其表现受环境因子的显著影响。该研究为蒙古沙冬青的环境适应机制提供了科学依据，并为制定其保护和恢复策略提供了参考。

关键词：蒙古沙冬青，干旱胁迫，功能性状，环境因子，植物性状网络
中图分类号：Q948.1　　　　**文献标识码**：A　　**文章编号**：

Functional traits and environmental adaptive characteristics of *Ammopiptanthus mongolicus*

LI Lei, DING Jia, TANG Yiyun, YANG Hongyu, FENG Jinchao, SHI Sha*
(*College of Life and Environmental Sciences,Minzu University of China,* Beijing 100081, China)

Abstract: To investigate the adaptive characteristics of *Ammopiptanthus mongolicus*, a rare and endangered species native to the desert regions of northwest China, under the context of climate change, we conducted a comprehensive analysis of the functional traits of natural *A. mongolicus* populations in gravelly habitats across Inner Mongolia, Ningxia Hui Autonomous Region, and Gansu Province. Using the self-calibrating Palmer Drought Severity Index (scPDSI), we assessed the drought conditions of the study sites and explored the functional traits of *A. mongolicus* and their adaptive responses to environmental factors. The study employed various methods, including GPS-based measurements of geographic coordinates and altitude, along with assessments of soil moisture, leaf structural traits, physiological and ecological indicators, and growth parameters. The results were as follows：(1) The intraspecific coefficient of variation in *A. mongolicus* ranged

---

基金项目：国家自然科学基金（31570407）；农业遗产保护与利用项目（2021XSTD02）；中央民族大学2023年度“道中华”专项建设（104-0220050329）。
第一作者：李蕾（1999—），硕士研究生，研究方向为植物生态学，（E-mail）22302506@muc.edu.cn。
***通信作者**：石莎，博士，教授，研究方向为植物生态学、生态工程，（E-mail）yunnanss@126.com。

from 7.06% to 39.54%, with considerable variability observed in leaf morphology and structural composition. （2）As the study regions became increasingly humid, significant decreases were observed in leaf dry matter content, leaf thickness, petiole length, petiole dry weight, petiole fresh weight, and transpiration rate (P<0.05), while significant increases were found in leaf fresh weight, leaf length, leaf shape index, and water use efficiency (P<0.05).（3）The leaf functional traits of *A. mongolicus* were significantly influenced by environmental conditions, with key factors including soil sand content, average annual wind speed, soil clay content, and average annual potential evapotranspiration.（4）The plant trait networks (PTNs) of *A. mongolicus* exhibited a loosely structured yet locally clustered configuration in sandy habitats, while in gravelly habitats, traits were more coordinated. These findings suggest that the development of leaf traits in *A. mongolicus* is a complex process shaped by the interaction of multiple environmental factors. *A. mongolicus* adapts to different habitats by modulating trait modules, either coordinating traits as a whole or differentiating them into distinct modules to mitigate water stress in arid environments. In summary, *A. mongolicus* demonstrates distinct functional traits and adaptive strategies under varying environmental conditions, with these traits significantly influenced by environmental factors. This study provides scientific insights into the mechanisms of environmental adaptation in *A. mongolicus* and serves as a reference for formulating conservation and restoration strategies for this endangered species.
Key words: *Ammopiptanthus mongolicus*, drought stress, functional traits, environmental factors, plant trait networks

全球变化导致水资源分配不均(Lin et al., 2014;Huang et al., 2016)，干旱、暴雨等极端事件发生的概率、强度逐年增加(张浩等，2023；蒋帅等，2023)。在干旱发生的量化研究、趋势检测等方面，Palmer于 1965 年创立了干旱指数 (Palmer Drought Severity Index, PDSI)，但在计算过程中依赖经验参数(Van der Schrier et al., 2013)，因此，Wells等(2004)提出了自适应帕尔默干旱指数(self-calibrating Palmer Drought Severity Index, scPDSI)，该指数根据台站的历史气候信息自动校准经验参数，空间可比较性较好(Dai, 2011)。

在荒漠地区，植物适应环境特别是对极端环境变化的应答机制和生态适应对策成为关键科学问题与研究热点(韩富任，2017)。植物功能性状表征植物对资源的利用能力及其适应环境的能力(McGill et al., 2006;Violle et al., 2007)，其中，叶作为植株地上部分对环境变化最敏感且对环境适应能力最强的器官，叶功能性状可分为叶结构型性状和叶功能型性状(孙梅等，2017)，叶结构型性状较易测量，与环境接触面积大，被广泛用作揭示植物适应环境规律的指标(魏立志等，2024)，包括比叶面积、叶干物质含量等性状；叶功能型性状包括光合性状等，反映植物生产力(Scoffoni et al., 2016)。植物功能性状之间存在着复杂的相关关系(Wright et al., 2005)，共同调节植物生长发育，目前，植物性状网络(plant trait networks, PTNs)作为前沿技术(金欣悦等，2023)，通过网络参数描述整体特征(Li et al., 2022)，可以深入揭示植物对环境变化的适应策略(Kleyer et al., 2018; He et al., 2020)。

蒙古沙冬青（*Ammopiptanthus mongolicus*）是我国西北荒漠生态系统中特有的超旱生常绿阔叶灌木(兰玉婷等，2019)，被列为国家二级保护植物，能适应降水量少、土壤养分贫瘠的环境，具有耐干旱、防风固沙、改良土壤、水土保持的特性(李慧卿等，2000)，对维护生态系统稳定、植被恢复、防治荒漠化起到重要作用。然而，受病虫害严重、衰老种群扩大、自身修复能力差等影响，濒临灭绝威胁。目前，国内外对于沙冬青的研究主要集中在其结构

特征(马琴等，2024)、生理生态机制(张俊等，2023)、抗逆基因(Gao et al., 2018)、根际土壤细菌多样性(姚佳妮等，2024)等方面。在适应环境方面，董雪等（2019）、刘彤等（2024）对蒙古沙冬青叶性状与气候因子、地形因子、不同土壤水分条件的响应开展研究，但目前，针对环境变化对沙冬青影响特别是区域大尺度下的研究相对较少，关于蒙古沙冬青叶功能性状与气候因子、地形因子、土壤因子多个环境因子联合分析的适应研究较为缺乏，基于此，本研究以内蒙古鄂托克旗蒙西镇和阿拉善左旗、宁夏中卫市、甘肃景泰市蒙古沙冬青集中分布区为研究区域，依据自适应帕尔默干旱指数，采用回归分析、单因素方差分析等方法，通过研究蒙古沙冬青生长区域干湿变化趋势，拟探讨：（1）：蒙古沙冬青叶性状特征；（2）对蒙古沙冬青起到主要影响作用的环境因子；（3）沙、砾质生境下，蒙古沙冬青的植物性状网络是否存在差异。以期揭示蒙古沙冬青叶功能性状变化特征及其与环境因子的关系，为珍稀濒危物种蒙古沙冬青的保护与恢复策略的制定提供科学依据。

1　研究区概况与研究方法

1.1　研究区概况

选择蒙古沙冬青生长集中分布区为研究区域，地理范围为 37°26′36.3″—39°55′26.7″ N，104°44′08.3″—106°55′26.3″ E。设置内蒙古鄂托克旗蒙西镇和阿拉善左旗、宁夏中卫市、甘肃景泰市（下文称蒙西、阿左旗、中卫、景泰）的 4 个研究区域，分为沙质、砾质两种生境条件，共 8 个样地（图 1）。研究区域位于干旱半干旱气候区，地处荒漠、半荒漠化草原过渡地带，属于温带大陆性干旱气候，具有昼夜温差大，日照充足，降水量少，蒸发量大，多风沙的气候特征。年平均气温约 8~9 ℃，年降水量约 150~200 mm。植被以旱生灌木和半灌木为主，形成典型荒漠植物群落，其种类组成较为贫乏，群落结构较为简单。土壤类型主要有风沙土、灰漠土、棕钙土等。

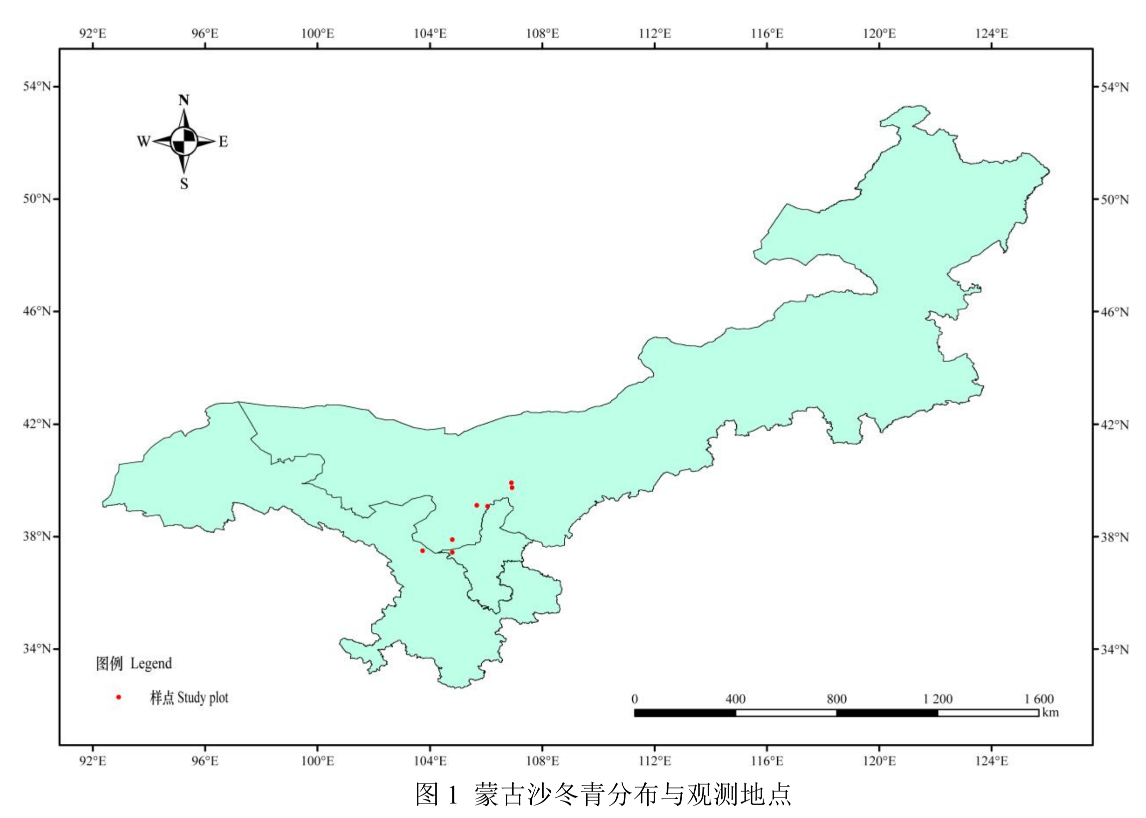


图 1 蒙古沙冬青分布与观测地点

Fig.1 Sites of distribution and observation of *Ammopiptanthus mongolicus*

1.2 数据来源

本研究采用自适应帕尔默干旱指数(self-calibrating Palmer Drought Severity Index, scPDSI)，数据源于英国东英格利亚大学气候研究所提供的月尺度干旱指数全球网格数据集(https://www.uea.ac.uk/groups-and-centres/climatic-research-unit/data)，空间分辨率为0.5°×0.5°，时间跨度为2001—2016年，干旱指数分级见表1。降水、温度数据源于国家青藏高原科学数据中心平台（https://data.tpdc.ac.cn/home），潜在蒸散发数据源于国家地球系统科学数据中心（http://www.geodata.cn/），日照时数、相对湿度源于中国地面气候资料日值数据集V3.0，风速数据源于美国国家海洋和大气管理局下设的国家环境信息中心（https://www.ncei.noaa.gov/data/global-summary-of-the-day/archive/）。土壤数据源于 https://www.fao.org/soils-portal/en/。计算得到2001—2016年16年的年均降水量（mean annual precipitation, MAP）、年均温（mean annual temperature, MAT）、年均潜在蒸散发（annual potential evapotranspiration, PET）、年均日照时数（sunshine duration, SUN）、年均相对湿度（relative humidity, RH）、年均风速（wind speed, WS）。

表1 scPDSI 分级标准

Table 1 Grading standards of scPDSI

自适应帕尔默干旱指数 scPDSI	分级 Level
scPDSI≥4	极端湿润 Extremely wet
3≤scPDSI≤3.99	严重湿润 Severely wet
2≤scPDSI≤2.99	中等湿润 Moderately wet
1≤scPDSI≤1.99	轻微湿润 Slightly wet
-0.99≤scPDSI≤0.99	正常 Normal
-1.99≤scPDSI≤-1	轻微干旱 Slightly dry
-2.99≤scPDSI≤-2	中等干旱 Moderately dry
-3.99≤scPDSI≤-3	严重干旱 Severely dry
scPDSI≤-4	极端干旱 Extremely dry

1.3 研究方法

1.3.1 地形因子和土壤含水量测定

利用手持式GPS仪实测样地经纬度、海拔等数据。蒙西、阿左旗两种样地生境分别设置3个10 m×10 m样方，中卫两种样地生境、景泰沙质地分别设置30 m×30 m大样方，景泰砾质地位于山脊上，设置3 m×100 m的样方带，随机选取3株实验植株，在植株根部周围1 m处选择3个样点，每个样点取0~10 cm、10~20 cm、20~30 cm土层的土壤样品放入铝盒（W）中，用天平测量铝盒加湿土的重量（W_1），随后将盒盖放在铝盒底部置于烘箱中，在110 ℃条件下烘干至恒重（W_2）。土壤含水量（Soil Water Content，SWC，%）公式为：

$$SWC(\%) = (W_1 - W_2) / (W_2 - W) \times 100\% \quad (1)$$

1.3.2 植物叶结构性状指标测定

本研究测定的植物叶表型性状包括叶面积(leaf area, LA, cm^2)、叶长(leaf length, LL, cm)、叶宽(leaf width, LW, cm)、叶鲜重(leaf fresh weight, LFW, g)、叶干重(leaf dry weight, LDW, g)、叶片厚度（leaf thickness, LT, mm）、叶柄长度（petiole length, PL, cm）、叶柄干重（petiole dry weight, PDW, g)、叶柄鲜重(petiole fresh weight, PFW, g)，计算得到比叶面积(specific leaf area, SLA, $cm^2 \cdot g^{-1}$)、叶干物质含量（leaf dry matter content, LDMC, $g \cdot g^{-1}$)、叶片含水率（leaf water content, LWC, ％)、叶形指数（leaf shape index, LSI）、叶体积（leaf volume, LV, cm^3)、

叶组织密度（leaf tissue density, LTD, g·cm^{-3}）等。选取上述样地中健康、完整的沙冬青植株3株，按三角方位选择3枝完整的枝上成熟的叶片进行叶片表型性状测定。将叶片平铺在A4纸上，用相机拍照，通过Image J软件分析测得叶面积、叶长、叶宽、叶柄长。利用电子天平（千分之一）测量叶片鲜重、叶柄鲜重，随后将叶片置于80 ℃条件下的烘箱内烘干至恒重，电子天平称量叶干重、叶柄干重。

1.3.3 植物生理生态指标测定

蒙古沙冬青叶片光合生理性状的测定选择日照充足晴朗无云的天气，在蒙西、阿左旗、中卫的每个样方中选取健康成年的3株蒙古沙冬青，每株至少测定3片叶片，每片至少重复5次，为反映植物在全天不同时间阶段的光合状态和适应机制，选取10点、13点和16点分别代表早晨、中午和下午不同阶段，使用Li-6400（LI-COR，USA）便携式光合仪测定10点、13点、16点时叶片的净光合速率（net photosynthetic rate, P_n，μmol·m^{-2}·s^{-1}）、蒸腾速率（transpiration rate, T_r，mmol·m^{-2}·s^{-1}）、水分利用效率（water use efficiency, WUE，μmol·mmol^{-1}）等生理指标，取平均值。

1.3.4 植物生长参数指标测定

用卷尺、游标卡尺测量每个样方中的蒙古沙冬青的株高（height, H, cm）、长轴冠幅直径（long axis crown diameter, D_1, cm）、垂直长轴冠幅直径（vertical long axis crown diameter, D_2, cm）、基径（ground diameter, D, mm）。

1.4 数据处理

针对scPDSI年际变化，使用线性趋势分析方法统计研究区域干湿状况发生趋势，Excel作图。通过回归分析将干旱指数与叶性状进行线性拟合，使用单因素方差分析（One-way ANOVA）比较不同干旱程度蒙古沙冬青叶片功能性状的差异，采用Origin 2024作图。分析研究样地植物性状网络，该网络将所有性状指定为节点，性状之间的相关关系描绘为边。计算两两性状之间的Pearson相关系数矩阵，显著性阈值设置为$|R| > 0.2$且$P<0.05$，使用R中的igraph包可视化PTNs。选择边密度（edge density, ED）、模块度（modularity, Q）、平均聚类系数（average clustering coefficient, AC）参数表征网络总体特征。参数的具体含义见文章(Li et al., 2022)。

SLA、LDMC、LWC、LSI、LV、LTD、WUE、冠幅面积（crown breadth, C，cm^2）、变异系数（coefficient of variation, CV, %）计算公式如下：

$$SLA=LA/LDW \quad (2)$$

$$LDMC=LDW/LFW \quad (3)$$

$$LWC=(LFW-LDW)/LFW \quad (4)$$

$$LSI=LL/LW \quad (5)$$

$$LV=LA\times LT \quad (6)$$

$$LTD=LDW/LV \quad (7)$$

$$WUE=P_n/T_r \quad (8)$$

$$C=\pi\times\frac{D_1}{2}\times\frac{D_2}{2} \quad (9)$$

$$CV=\text{标准差}/\text{平均值}\times 100\% \quad (10)$$

2 结果与分析

2.1 干旱指数年际变化特征

根据干旱指数均值将8个研究样地划分为6个干旱程度（表2），scPDSI均值从大到小

的顺序为景泰（-0.677）、中卫沙质地（-1.673）、中卫砾质地（-1.725）、阿左旗砾质地（-1.900）、蒙西（-2.195）、阿左旗沙质地（-2.483），干旱程度递增。根据表 1，景泰样地总体为正常状态，中卫样地与阿左旗砾质地为轻微干旱状态，蒙西与阿左旗沙质地属于中等干旱状态。2001—2016 年，研究样地的自适应帕默尔干旱指数（scPDSI）值年际变化总体呈现上升趋势（图 2），即区域湿润化。

表 2　研究样地 scPDSI 及环境特征

Table 2　scPDSI and environmental characteristics of different sites

样地 Sample plot	scPDSI 均值 scPDSI mean value	年均降水量 Average annual precipitation（mm）	年均潜在蒸散量 Annual potential evapotranspiration（mm）	年均温 Average annual temperature（℃）
景泰沙质地 Jingtai sandy habitat	-0.677	219.5	1 024.0	7.2
景泰砾质地 Jingtai gravelly habitat	-0.677	218.1	989.1	7.1
中卫沙质地 Zhongwei sandy habitat	-1.673	183.7	1 072.9	9.2
中卫砾质地 Zhongwei gravelly habitat	-1.725	199.1	1 087.5	9.0
阿左旗砾质地 Azuoqi gravelly habitat	-1.900	182.6	406.5	8.3
蒙西沙质地 Mengxi sandy habitat	-2.195	193.1	1 045.6	8.3
蒙西砾质地 Mengxi gravelly habitat	-2.195	233.8	907.7	8.1
阿左旗沙质地 Azuoqi sandy habitat	-2.483	186.5	981.4	8.7

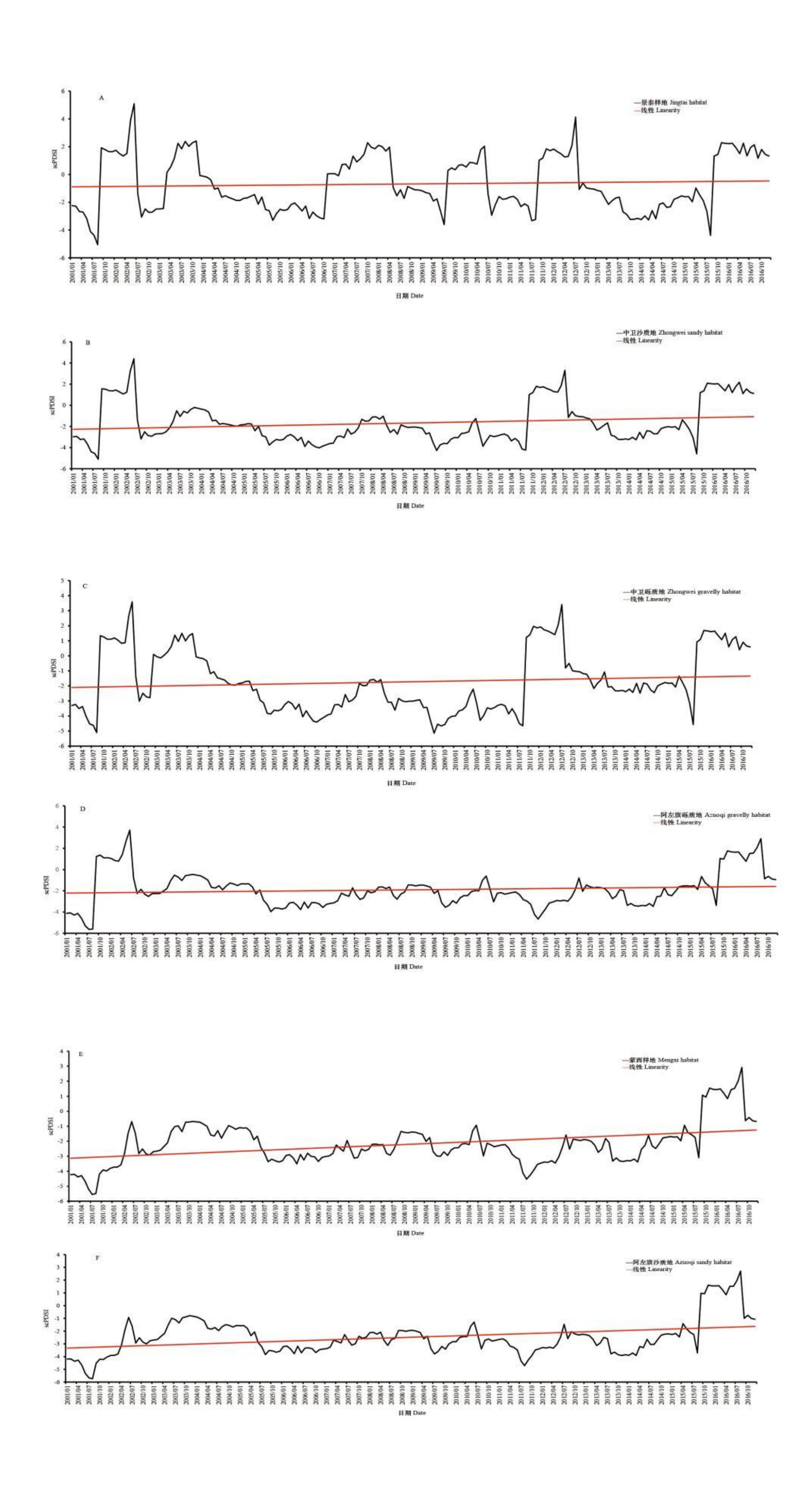


图 2　2001—2016 研究样地 scPDSI 变化时间序列图

Fig.2　Changes of scPDSI in different sites from 2001 to 2016

2.2　叶结构型性状特征

在叶结构型性状中，变异系数从 7.06%~39.54%不等（表 3）。其中，叶片含水率、叶干物质含量、比叶面积、叶厚是变异程度较弱的性状，较为稳定；叶体积变异系数最大，为

39.54%，叶柄干重、叶柄鲜重、叶鲜重、叶干重变异程度较大，这意味着叶片形态、叶片与叶柄结构组成物质会优先对干旱环境变化做出响应，可塑性强。

表 3　研究区域蒙古沙冬青叶结构型性状特征

Table 3　Leaf structural traits of *Ammopiptanthus mongolicus* in the study area

性状 Trait	最小值 MIN	最大值 MAX	平均值 Average	标准差 SD	变异系数 CV（%）
叶鲜重 LFW	0.049	0.268	0.105	0.035	33.83
叶干重 LDW	0.022	0.112	0.048	0.016	32.85
叶片含水率 LWC	0.380	0.657	0.541	0.038	7.06
叶干物质含量 LDMC	0.343	0.620	0.459	0.038	8.32
叶长 LL	0.500	3.607	2.370	0.628	26.51
叶宽 LW	0.455	1.523	0.928	0.189	20.36
叶形指数 LSI	0.503	5.149	2.645	0.808	30.55
叶面积 LA	0.615	4.527	1.859	0.597	32.13
比叶面积 SLA	25.197	55.367	38.984	4.914	12.61
叶柄长 PL	0.400	1.900	1.034	0.287	27.75
叶柄干重 PDW	0.002	0.022	0.009	0.003	37.52
叶柄鲜重 PFW	0.005	0.045	0.020	0.007	34.62
叶厚 LT	0.280	0.810	0.518	0.115	19.20
叶体积 LV	0.034	0.299	0.096	0.038	39.54
叶组织密度 LTD	0.151	0.954	0.525	0.138	26.36

2.3　叶片功能性状沿干旱程度的变化

叶结构型性状沿干旱程度的变化规律有所不同（图 2）。scPDSI 从左往右、由低到高，随着水分有效性增加、干旱程度降低，趋向湿润化，蒙古沙冬青的叶鲜重、叶长、叶形指数显著性增大（$P<0.05$），叶干物质含量、叶厚、叶柄长、叶柄鲜重、叶柄干重显著性减小（$P<0.01$），叶面积、叶干重、叶片含水率有增大的趋势，叶宽、比叶面积、叶体积、叶组织密度有减小的趋势，但均未达到显著水平。在叶功能型性状方面，随着 scPDSI 值增大，环境湿润度增加，蒙古沙冬青的蒸腾速率显著性减小（$P<0.01$），水分利用效率显著性增大（$P<0.000\ 1$），净光合速率没有显著性变化（$P>0.05$）。

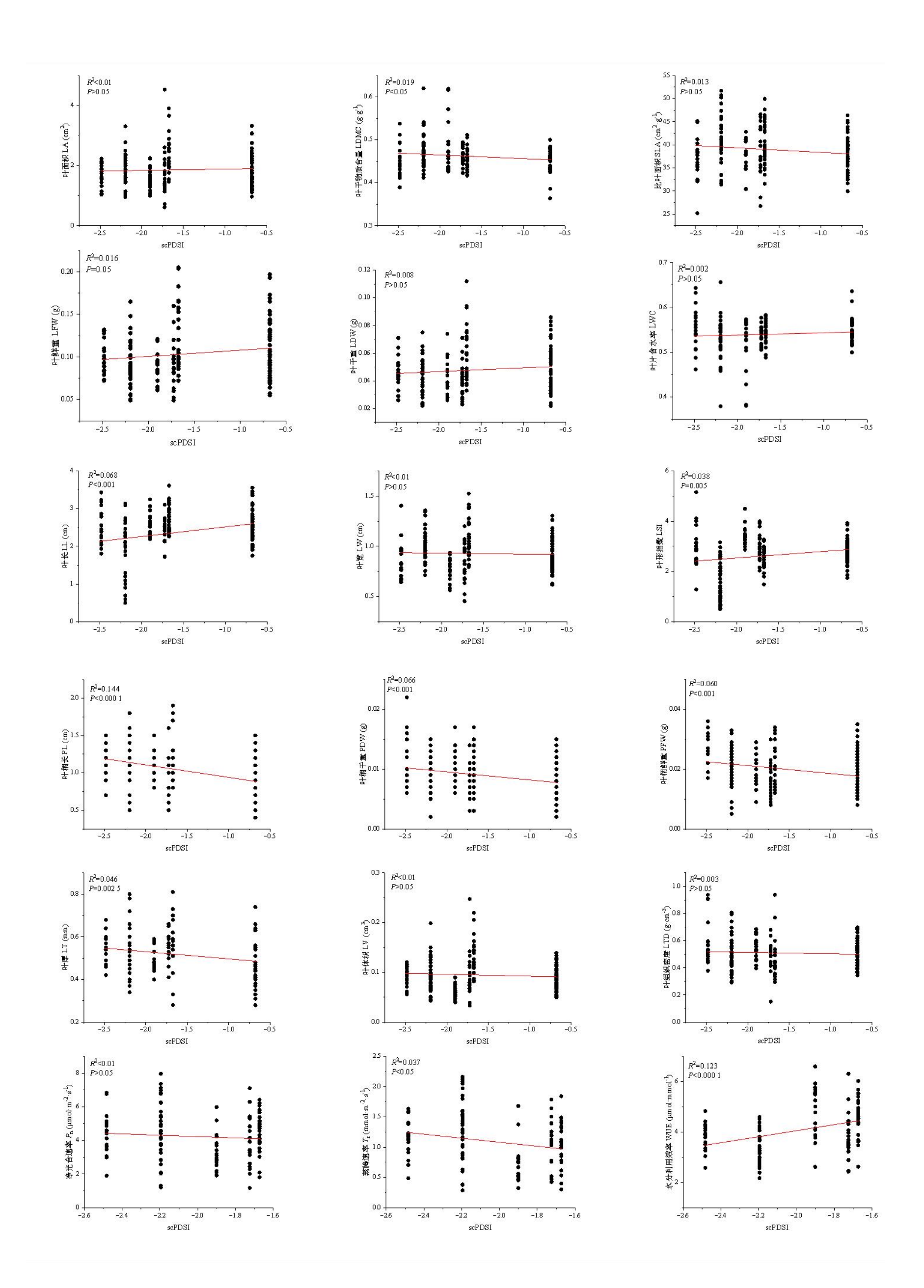


图 3　叶片功能性状沿干旱程度变化规律

Fig.3　Changes in leaf functional traits of *Ammopiptanthus mongolicus* along drought severity

2.4　环境因子对叶片功能性状的影响

通过多元逐步回归分析筛选对叶片功能性状有显著影响的环境因子。对叶鲜重、叶干重有显著性影响的环境因子依次是土壤中的砂粒含量和日照时数。对叶片含水率、叶干物质含量影响显著的环境因子为经度和土壤 pH。对叶长影响显著的环境因子为土壤中的有机碳含量、粘粒含量和海拔。对叶宽影响显著的环境因子为风速、土壤砾石含量。影响叶形指数的环境因子较多，包括土壤有机碳含量、风速、土壤砾石含量、潜在蒸散量。影响叶面积的环境因子是风速、土壤碳酸钙含量或石灰含量和砂粒含量。影响比叶面积显著的环境因子是风速和土壤 pH。叶柄长影响显著的环境因子是土壤粘粒含量与粉粒含量。叶柄干重影响显著的环境因子是土壤砂粒含量、粘粒含量与空气湿度。叶柄鲜重影响显著的环境因子是砂粒含量和纬度。叶厚影响显著的环境因子是降水量与潜在蒸散量。叶体积影响显著的环境因子依

次是年均风速与土壤中的砂粒含量。叶组织密度影响显著的环境因子依次是土壤含水量、土壤中碳酸盐或石灰含量。净光合速率影响显著的环境因子是年均降水量与土壤砂粒含量。蒸腾速率影响显著的环境因子是纬度与年均潜在蒸散量。水分利用效率影响显著的环境因子是自适应帕默尔干旱指数与风速。可见，影响蒙古沙冬青叶性状的环境因子十分复杂，包括气候因子、地形因子、土壤因子等等，众多环境因子共同作用，蒙古沙冬青发展出最适宜当地生境的功能性状。

表 4　蒙古沙冬青叶片功能性状与环境因子的回归方程

Table 4　Regression equation of leaf functional traits and environmental factors of *Ammopiptanthus mongolicus*

叶性状 Leaf trait	回归方程 Regression equation	R^2	P 值 ***P*** value
叶鲜重 LFW	LFW=0.262+0.000 497Sand-0.000 064SUN	0.140	<0.01
叶干重 LDW	LDW=0.107+0.000 207Sand-0.000 025SUN	0.117	<0.01
叶片含水率 LWC	LWC=1.791-0.011LON-0.008pH	0.072	<0.01
叶干物质含量 LDMC	LDMC=-0.791+0.011LON+0.008pH	0.072	<0.01
叶长 LL	LL=1.968-1.109OC+0.001ALT-0.011Clay	0.653	<0.01
叶宽 LW	LW=1.71-0.147WS+0.019Gravel	0.261	<0.05
叶形指数 LSI	LSI=3.262-1.506OC-0.001PET-0.077Gravel+0.3WS	0.626	<0.01
叶面积 LA	LA=3.578+0.009Sand-0.422WS+0.022$CACO_3$	0.142	<0.05
比叶面积 SLA	SLA=55.532-0.795pH-1.969WS	0.115	<0.05
叶柄长 PL	PL=1.185-0.018Clay+0.016Silt	0.290	<0.01
叶柄干重 PDW	PDW=0.022+0.000 084Sand+0.000 39RH+0.000 1Clay	0.172	<0.01
叶柄鲜重 PFW	PFW=-0.035+0.000 098Sand+0.001LAT	0.172	<0.01
叶厚 LT	LT=0.874-0.002MAP+0.000 12PET	0.184	<0.01
叶体积 LV	LV=0.217+0.001Sand-0.028WS	0.349	<0.01
叶组织密度 LTD	LTD=0.053+0.002$CACO_3$-0.222SWC	0.454	<0.01
净光合速率 P_n	Pn=-2.899+0.023Sand+0.029MAP	0.091	<0.01
蒸腾速率 T_r	Tr=-6.688+0.001PET+0.179LAT	0.202	<0.01
水分利用效率 WUE	WUE=4.075+1.573scPDSI+0.583WS	0.069	<0.05

注：**LON.** 经度；**LAT**. 纬度；**ALT**. 海拔；**scPDSI**. 自适应帕默尔干旱指数；**MAP**. 年均降水量；**PET**. 年均潜在蒸散发量；**MAT**. 年均温；**SUN**. 年均日照时数；**RH**. 年均相对湿度；**WS**. 年均风速；**SWC**. 土壤含水量；**Gravel**. 砾石体积百分比；**Sand**. 砂粒含量；**Clay**. 粘粒含量；**Silt**. 粉粒含量；**OC**. 有机碳含量；**pH**. 土壤 pH；**$CACO_3$**. 土壤中碳酸盐或石灰含量。

Note：**LON**. Longitude; **AT**. Latitude; **ALT**. Altitude; **scPDSI**. Self-calibrating Palmer Drought Severity Index; **MAP**. Average annual precipitation; **PET**. Annual potential evapotranspiration; **MAT**. Average annual temperature; **SUN**. Average annual sunshine hours; **RH**. Annual relative humidity; **WS**. Average annual wind speed; **SWC**. Soil water content; **Gravel**. Percentage of gravel volume; **Sand**. Sand content; **Clay**. Clay content; **Silt**. Silt content; **OC**. Organic carbon content; **pH**. Soil pH; **$CACO_3$**. Amount of carbonate or lime in soil.

2.5　蒙古沙冬青沙砾质生境样地的植物性状网络

基于 8 个研究样地蒙古沙冬青功能性状的测定和相关性分析，构建了植物性状网络（图

3）。结合土壤含水量分析发现（表 5），砾质地的网络边密度高，意味着性状之间协同性较好，植物的资源利用效率或生产效率较高。沙质地网络的模块度、平均聚类系数高，表明性状分化，模块内部连接紧密、外部连接松散。

表 5　不同生境样地蒙古沙冬青的植物性状网络整体参数

Table 5　Parameters of plant trait networks of *Ammopiptanthus mongolicus* in different habitat plots

样地 Sample plot	生境 Habitat	土壤含水量 SWC（%）	边密度 Degree	模块度 Modularity	平均聚类系数 Average clustering coefficient
蒙西	沙质地 Sandy habitat	4.73	0.160 2	0.599 4	0.860 3
Mengxi	砾质地 Gravelly habitat	5.84	0.194 8	0.510 5	0.812 1
阿左旗	沙质地 Sandy habitat	2.97	0.308 3	0.536 6	0.758
Azuoqi	砾质地 Gravelly habitat	5.24	0.416 7	0.202 8	0.725 1
中卫	沙质地 Sandy habitat	2.91	0.246 8	0.418 8	0.747 1
Zhongwei	砾质地 Gravelly habitat	3.19	0.273	0.345 8	0.734 8
景泰	沙质地 Sandy habitat	12.52	0.341 7	0.287 8	0.859 3
Jingtai	砾质地 Gravelly habitat	18.37	0.475	0.101 6	0.754 9

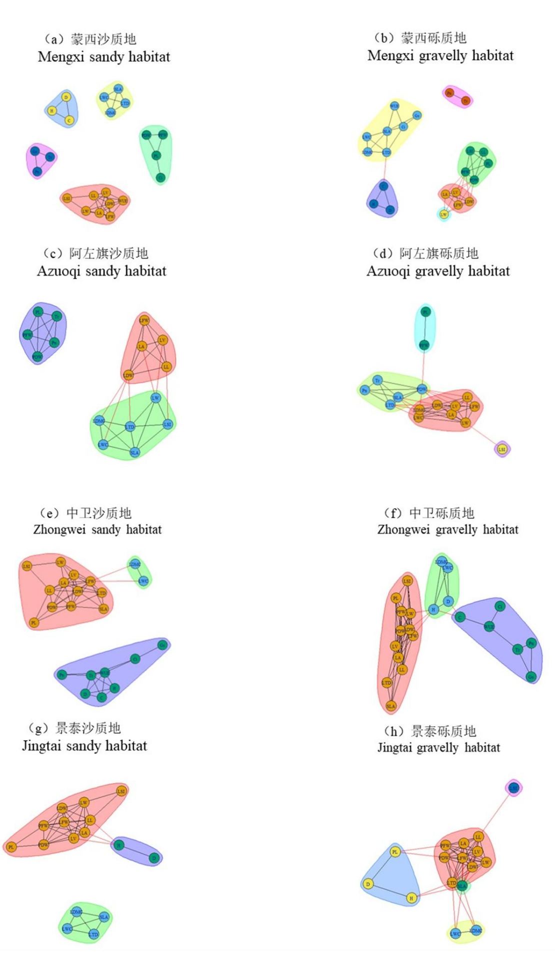


图 4　研究区域沙砾质样地蒙古沙冬青的植物性状网络（PTNs）

Fig.4　Plant trait network (PTNs) of *Ammopiptanthus mongolicus* in different habitats

植物性状网络被划分为多个模块，具有相同颜色的节点被归为同一模块，同一模块使用相同的颜色标识。其中，黑色连线表示模块内部节点之间的连接，而红色连线表示不同组件的节点之间的连接。

The plant trait networks are divided into multiple modules, and nodes with the same color are classified into the same module, and the same module is identified by the same color. The black lines represent connections between nodes inside the module, while the red lines represent connections between nodes of different components.

3 讨论

3.1 蒙古沙冬青叶性状特征

通常情况下，植物叶片受环境影响改变其性状以适应空间异质性(余华等，2021)，变异系数反映性状的可塑性(Siefert et al., 2015)。探究植物功能性状的种内变异有利于揭示植物对时空环境梯度的响应(Kuppler et al., 2016)，量化植物对环境变化以及资源竞争的响应。本研究结果表明，蒙古沙冬青的 LWC、LDMC、SLA 与 LT 的变异系数较小，性状稳定。与董雪等(2019)研究结果一致，LDMC、SLA 表征植物资源获取能力与生长率，体现植物可以稳定地从外界环境获取资源、贮存养分以供自身生长。LWC 反映植物组织水分状况(李善家等，2013；王茹等，2021)，本研究发现蒙古沙冬青的 LWC 变化相对较小，推测是植物应对干旱生境的适应策略或物种特性，维持稳定的叶片水分含量，保证植物能够有效地获取和保持水分，避免干旱危害。LV、PDW、PFW、LFW、LDW 的变异系数较大，猜测植物通过改变叶片、叶柄结构比重适应环境。叶柄是叶的机械支持结构，同时还是水分运输的途径(Gebauer et al., 2016)。叶片与叶柄具有异速生长关系(Li et al., 2008)，植物在不同生境下，为保持叶片的水分需求，抵抗冷冻栓塞和干旱空化，改变叶柄投资比例以适应环境(Cavender-Bares & Holberook, 2001)。

3.2 蒙古沙冬青沿干旱程度叶片功能性状特征

植物叶片长期暴露在空气中，对环境变化敏感，有着较强的表型可塑性(田岳梨等，2021)。本研究基于自适应帕尔默干旱指数(scPDSI)，分析了 2001—2016 年研究区域的干湿变化趋势，发现研究区域有着变湿的趋势，与前人研究结果(Liu et al., 2013；马潇祎和范可，2023；陈发虎等，2023)一致。随着干旱程度减弱，环境湿润度增加，蒙古沙冬青的叶面积增大、叶长增长以充分捕获和利用光资源，叶形指数增大，叶片趋向狭长，植物叶脉水分输送能力得以提高，此时，叶片含水率随之增大(李善家等，2013)。

当干旱程度加剧，蒙古沙冬青倾向形成小而厚、较致密的叶片，这与 Meier 等（2008）、Lozano 等（2020）研究结果一致，叶片较厚、叶面积较小减少光资源吸收与水分散失(Vile et al., 2005)。本研究发现，在干旱程度较高时，蒙古沙冬青的叶组织密度与叶干物质含量较高，这与刘彤等（2024）研究结果一致。叶组织密度较高，叶片周转生长速度慢，将更多的资源投入到构建更复杂、更耗能的保护组织中，储存 C 抵抗外界伤害(Dijkstra & Lambers, 1989)，增强其抗逆性与防御能力，确保植物的生存与生长；叶干物质含量表明植物叶片对养分获取和保持的能力，其值较高意味着植物能更有效地锁住体内的营养成分，叶片较硬(霍佳璇等，2022)，对雨水冲刷和风等物理侵害的抵抗能力较强，同时抗动物踩踏、啃食的能力较强(杨巧等，2022)。Lasky 等(2014)发现，植物拥有较大的叶干物质含量与叶组织密度通常抗逆性、存活率高但生长速率较低，表明在干旱程度较高时，蒙古沙冬青通过特定的性状组合抵御逆境胁迫，以确保自身存活。

张俊等(2023)研究发现作为旱生植物的沙冬青对土壤含水量降低具有一定的适应能力，当土壤含水量降低时，沙冬青的净光合速率、蒸腾速率会小幅度增加，表明沙冬青具有较强的抗旱能力，这与本研究结果一致。但是随着干旱程度加剧，天然蒙古沙冬青的 Pn、Tr 是否趋向下降有待于进一步实验证明。随着环境湿润度增加，水分利用效率升高，表明植物适应能力有所提高(党晓宏等，2020)。牛雪婧等(2020) 研究表明，水分亏缺时，植物遭受干旱

胁迫会缩短叶柄长度，但在本实验中表现为干旱程度加剧时叶柄长度增加，推测可能是增加叶柄长度拉高叶片，使得叶片远离地面热源，以减少叶片受热程度，降低叶温，减缓水分蒸发速率；改变叶柄长度有助于减少个体内部光的相互遮挡从而进行更为有效的光捕捉(李露等，2022)，以提高光合效率。此外，干旱通常会导致植物的运输效率降低和栓塞化倾向，所以会在运输结构上加大投资(Li et al., 2008)，提高其质量分数，这与本研究结果一致。

3.3 蒙古沙冬青叶性状对环境因子的响应

在本研究中发现影响蒙古沙冬青的主要环境因子包括土壤砂粒含量、年均风速、土壤粘粒含量、年均潜在蒸散发量、土壤 pH、纬度、年均降水量、土壤有机碳含量、经度、土壤中碳酸盐或石灰含量、土壤砾石含量、年日照时数等等，代表了土壤的保水能力、养分状况与气候的干旱程度。

在气候因子方面，潜在蒸散发量、降水量、温度是影响区域气候条件的重要因素，Akram 等(2023)发现年均降水量是影响中国旱地植物功能性状空间格局变化的重要决定性因素，在荒漠地区，水分的限制作用尤为显著。本研究发现，年均潜在蒸散量、年均降水量、年日照时数等影响植物生长所需的温度与水分，这与董雪等(2019)研究发现影响沙冬青叶片性状主要受降水、温度、年日照时数等因子影响的结果一致。地形要素通过影响水、光、热的分配进而改变区域的干湿情况(Naud et al., 2019；毛开泽等，2024)，经度、纬度与气候因子有关，董雪等（2019）研究发现沙冬青叶性状呈现出一定的纬度格局，这一结果与本研究发现蒙古沙冬青叶性状与纬度相关的结论一致。在土壤因子方面，土壤是气候、生境异质性、生物和母质的基础(Li et al., 2018)，是控制生态过程的关键生态因子(Yang et al., 2011)，土壤养分、含水量等影响植物的生长与分布(刘宪钊等，2021)。郭文芳等(2024)研究发现影响植物性状的主导土壤因子是土壤 pH 和土壤粘粒含量，霍佳璇等(2022)研究发现影响柴达木盆地荒漠植物功能性状的环境因子主要是年均温、土壤砂粒含量和砾石含量，这均与本研究结果有相似之处。土壤 pH 影响酶活性、微生物活动与有机质分解等过程(丰叶等，2023)，当 pH 处于适宜范围时，利于蒙古沙冬青的生长发育，而土壤中的养分（如有机碳含量、氮磷钾含量等）直接影响土壤肥力、酸碱度。土壤粘粒含量高，养分粘着力强，易保持土壤水分，这将有助于蒙古沙冬青生长(Sepaskhah et al., 2013)。荒漠地区植被覆盖率低，土壤松散干燥，当风速较大时会带走地面水汽与地表养分含量高的土壤，土壤质地粗化，碎石砾块相对富集，土壤砾石含量增多(王新源等，2018)，土壤环境更加恶劣，蒙古沙冬青生长受阻(陈林等，2024)。因此，土壤的物理、化学性质，特别是土壤含水量、土壤容重、机械组成，对蒙古沙冬青的功能性状有着显著影响。综合来看，蒙古沙冬青叶性状的塑造是一个受多种环境因子综合影响的复杂过程。

3.4 蒙古沙冬青沙砾质生境植物性状网络的差异

植物性状网络将众多性状划分为不同的功能模块，同一个模块的性状之间高度相关。具有较高的边密度和较低的模块度及平均聚类系数表明植物性状之间协调性较好，关系紧密，能够高效实现其功能，植物的资源利用效率和生产效率高(李颖，2020)；而具有较高的模块度和平均聚类系数表明植物性状功能模块内部连接紧密，模块之间界限清晰，外部连接程度较弱，即性状被划分为不同的功能模块执行相应的功能。Li 等(2022)研究发现气候较干燥的植物群落叶片性状网络较简单，模块化程度低。Wang 等(2023)研究发现，半干旱区植物性状相关性程度高于干旱区，在干旱程度较低的条件下，植物之间的资源共享、性状协调有利于其生长。这均与本研究结果一致。沙质地相对于砾质地，沙质地土壤多由砂粒组成，水分渗透较快，土壤颗粒之间的间隙较大，保水性能差，通常肥力较低(李子君等，2023)。在恶劣环境下，性状变异范围较窄，干旱、高温等不利条件降低了性状之间的相关性(Flores-Moreno et al., 2019)。因此，为适应不同生境，蒙古沙冬青通过调整性状模块，整体协调性状发挥功能或者将性状分化为不同的模块，以抵抗旱地的水分胁迫。今后，可以分析

各个性状以及各个功能模块的重要性，以确定中心性状、中介性状以及对植物而言最重要的功能模块。

4 结论

本研究发现，干旱程度不同，蒙古沙冬青会调整叶形态和叶片、叶柄结构与比重以适应环境。当干旱程度较低，环境较湿润时，蒙古沙冬青充分舒展叶片以获得光资源，生产有机物质，供自身生长发育；而当干旱程度加剧，蒙古沙冬青叶片趋向小而厚且致密，加大投入到叶片保护组织的构建和功能维持，抵抗逆境，生长速率趋于缓慢。通过分析蒙古沙冬青叶功能性状对环境因子的响应，发现土壤因子、气候因子、地形因子等共同作用影响蒙古沙冬青的生长，影响因子众多且复杂，主要影响因子包括土壤砂粒含量、年均风速、土壤粘粒含量、年均潜在蒸散发量、土壤 pH、纬度、年均降水量、土壤有机碳含量、经度、土壤中碳酸盐或石灰含量、土壤砾石含量、年日照时数等。蒙古沙冬青以不同形式的植物性状网络适应不同生境，在沙质地中，植物性状网络趋向于整体松散、局部聚集，而在砾质地生境则以整体性状较为协调的方式生长。

参考文献

AKRAM MA, WANG X, SHRESTHA N, et al., 2023. Variations and driving factors of leaf functional traits in the dominant desert plant species along an environmental gradient in the drylands of China [J]. Science of The Total Environment, 897(2): 165394.

CAVENDER-BARES J, HOLBROOK NM, 2001. Hydraulic properties and freezing-induced cavitation in sympatric evergreen and deciduous oaks with contrasting habitats [J]. Plant, Cell & Environment, 24(12): 1243-1256.

CHEN FH, XIE TT, YANG YJ, et al., 2023. Discussion of the “warming and wetting” trend and its future variation in the drylands of Northwest China under global warming [J]. Science China Earth Sciences, 53(6): 1246-1262.[陈发虎，谢亭亭，杨钰杰，等，2023. 我国西北干旱区“暖湿化”问题及其未来趋势讨论 [J]. 中国科学：地球科学，53(6)：1246-1262.]

CHEN L, YANG XG, WANG L, et al., 2024. Characteristics of evapotranspiration components of different plant communities in desert steppe and its relationship with environmental factors[J]. Acta Ecologica Sinica, 44(1) : 330-342．[陈林，杨新国，王磊，等，2024. 荒漠草原不同植物群落蒸散组分特征及其环境因子影响分析 [J]. 生态学报，44(1)：330-342.]

DAI A. 2011. Drought under global warming: a review [J]. WIREs Climate Change, 2(1): 45-65.

DANG XH, MENG ZJ, GAO Y, et al., 2020. Photosynthetic characteristics and ecological adaptability of desert shrubs in western Ordos [J]. Arid zone research,37(2):435-443. [党晓宏，蒙仲举，高永，等，2020. 西鄂尔多斯天然荒漠灌丛光合生态适应性 [J]. 干旱区研究，37(2)：435-443.]

DIJKSTRA P, LAMBERS H, 1989. Analysis of specific leaf area and photosynthesis of two inbred lines of *Plantago major* differing in relative growth rate [J]. New Phytologist, 113(3): 283-290.

DONG X, XIN ZM, LI YH, et al., 2019. Responses of *Ammopiptanthus mongolicus* Leaf Traits to Environmental Factors [J]. Journal of desert research,39(6):126-134[董雪，辛智鸣，李永华，等，2019. 沙冬青(*Ammopiptanthus mongolicus*)叶性状对环境因子的响应 [J]. 中国沙漠，39(6)：126-134.]

FENG Y, WANG J, WU BW, et al., 2023. Seasonal variation characteristice of phytoplankton

community in Gucheng lake and the Influential environmental factors [J]. Journal of Ecology and Rural Environment, 39(8): 1042-1050. [丰叶，王俊，吴博文，等，2023. 固城湖浮游植物群落结构季节变化及其环境影响因子 [J]. 生态与农村环境学报，39(8)：1042-1050.]

FLORES-MORENO H, FAZAYELI F, BANERJEE A, et al., 2019. Robustness of trait connections across environmental gradients and growth forms [J]. Global Ecology and Biogeography, 28: (12)：1806-1826.

GAO F, LI H, XIAO Z, et al., 2018. De novo transcriptome analysis of Ammopiptanthus nanus and its comparative analysis with A. mongolicus [J]. Trees, 32(1): 287-300.

GEBAUER R, VANBEVEREN SPP, VOLAŘÍK D, et al., 2016. Petiole and leaf traits of poplar in relation to parentage and biomass yield [J]. Forest Ecology and Management, 362: 1-9.

GUO WF, CHEN MY, GAO F, et al., 2024. Traits of seven medicinal plants in Taihang Mountains and their responses to soil factors [J]. Journal of Environmental Engineering Technology, 14(2)：612-621.[郭文芳，陈艳梅，高飞，等，2024. 太行山 7 种药用植物性状特征及其对土壤因子的响应 [J]. 环境工程技术学报，14(2)：612-621.]

HAN FR, 2017. Study on the vegetation and plant functional traits of *Ammopiptanthus mongolicus.* [D]. Beijing:Minzu University of China. [韩富任，2017. 蒙古沙冬青植被与植物功能性状研究[D]. 北京：中央民族大学.]

HE N, LI Y, LIU C, et al., 2020. Plant Trait Networks: Improved Resolution of the Dimensionality of Adaptation [J]. Trends in Ecology & Evolution, 35(10): 908-918.

HUANG J, YU H, GUAN X, et al., 2016. Accelerated dryland expansion under climate change [J]. Nature Climate Change, 6(2): 166-171.

HUO JX, REN L, PAN YP, et al., 2022. Functional traits of desert of desert plants and their responses to environmental factors in QaidamBasin, China [J]. Acta Ecologica Sinica, 42(11): 4494-4503.[霍佳璇，任梁，潘莹萍，等，2022. 柴达木盆地荒漠植物功能性状及其对环境因子的响应 [J]. 生态学报，42(11)：4494-4503.]

JIANG S, ZHANG L, JING YS, et al., 2023. Spatial and Temporal Distribution Characteristics of Regional Extreme Climate Events in China from 1981 to 2015 [J]. Research of Soil and Water Conservation, 30(6): 295-306.[蒋帅，张黎，景元书，等，2023. 1981-2015 年中国区域极端气候事件的时空分布特征 [J]. 水土保持研究，30(6)：295-306.]

JIN XY, GONG L, WANG MT, et al., 2023. Differential covariation characteristics in functional traits of two ephemerals of Boraginaceae in the Gurbantunggut Desert, China [J]. Acta Prataculturae Sinica, 32(10): 58-70. [金欣悦，龚莉，王梦亭，等，2023. 紫草科 2 种短命植物功能性状的差异化协变特征 [J]. 草业学报，32(10)：58-70.]

KLEYER M, TRINOGGA J, CEBRIÁN-PIQUERAS MA, et al., 2018. Trait correlation network analysis identifies biomass allocation traits and stem specific length as hub traits in herbaceous perennial plants [J]. Journal of Ecology, 107(2): 829-842.

KUPPLER J, HÖFERS MK, WIESMANN L, et al., 2016. Time-invariant differences between plant individuals in interactions with arthropods correlate with intraspecific variation in plant phenology, morphology and floral scent [J]. New Phytologist, 210(4): 1357-1368.

LAN YT, WANG SL, LI ZZ, et al., 2019. Research Advances in Proteomics of Ammopiptanthus in Responses to Abiotic Stresses [J]. Biotechnology Bulletin, 35(1): 112-119. [兰玉婷，王双蕾，李征珍，等，2019. 沙冬青属植物响应非生物胁迫的蛋白质组学研究进展 [J]. 生物技术通报，35(1)：112-119.]

LASKY JR, URIARTE M, BOUKILI VK, et al., 2014. Trait-mediated assembly processes predict

successional changes in community diversity of tropical forests [J]. Proceedings of the National Academy of Sciences, 111(15): 5616-5621.

LI G, YANG D, SUN S. 2008. Allometric relationships between lamina area, lamina mass and petiole mass of 93 temperate woody species vary with leaf habit, leaf form and altitude [J]. Functional Ecology, 22(4): 557-564.

LI HQ, MA WY, LI HY, 2000. The resistant capability and prospects of Ammopiptanthus[J]. World Forestry Research, 5(5): 67-71. [李慧卿，马文元，李慧勇，2000. 沙冬青抗逆性及开发利用前景分析研究 [J]. 世界林业研究，5(5)：67-71.]

Li L, Jin GZ, Liu ZL, 2022. Variations and correlations of lamina and petiole traits of three broadleaved species in a broadleaved Korean pine forest [J]. Chinese Journal of Plant Ecology, 46(6): 687-699. [李 露，金光泽，刘志理，2022. 阔叶红松林 3 种阔叶树种柄叶性状变异与相关性 [J]. 植物生态学报，46(6)：687-699.]

LI S, SU P, ZHANG H, et al., 2018. Distribution patterns of desert plant diversity and relationship to soil properties in the Heihe River Basin, China [J]. Ecosphere, 9(7):e02355.

LI SJ, SU PX, ZHANG HN, et al., 2013. Characteristics and relationships of foliar water and leaf functional traits of desert plants [J]. Plant Physiology Journal, 49(2): 153-160.[李善家，苏培玺，张海娜，等，2013. 荒漠植物叶片水分和功能性状特征及其相互关系 [J]. 植物生理学报，49(2)：153-160.]

LI Y, 2020. Variation of leaf trait network among different vegetation types and its influencing factors [D]. Beijing: Beijing Forestry University. [李颖，2020.叶片性状网络在不同植被类型间的变异规律及其影响因素 [D]. 北京：北京林业大学.]

LI Y, LIU C, SACK L, et al., 2022. Leaf trait network architecture shifts with species-richness and climate across forests at continental scale [J]. Ecology Letters, 25(6): 1442-1457.

LI ZJ, GUO JY, WANG HJ, 2023. Differences in soil physical and chemical properties and soil quality under different land use types in the Yimeng mountainous region [J]. Journal of Shaanxi Normal University(Natural Science Edition), 51(2): 108-120.[李子君，郭佳怡，王海军，2023. 沂蒙山区不同土地利用方式下土壤理化性质及土壤质量的差异性 [J]. 陕西师范大学学报(自然科学版)，51(2)：108-120.]

LIN R, ZHOU T, QIAN Y, 2014. Evaluation of Global Monsoon Precipitation Changes based on Five Reanalysis Datasets [J]. Journal of Climate, 27(3): 1271-1289.

LIU T, TANG YY, YANG HY, et al., 2024. Responses of Functioal Traits of *Ammopiptanthus mongolicus* to Soil Moisture [J]. Journal of MUC(Natural Sciences Edition) , 33(1): 28-35. [刘彤，唐逸芸，杨宏玉，等，2024. 蒙古沙冬青功能性状对土壤水分的响应 [J]. 中央民族大学学报(自然科学版)，33(1)：28-35.]

LIU X, ZHANG D, LUO Y, et al., 2013. Spatial and temporal changes in aridity index in northwest China: 1960 to 2010 [J]. Theoretical and Applied Climatology, 112(1-2): 307-316.

LIU XZ, HAN WB, GAO RD, et al., 2021. Potential impacts of environmental types on geographical distribution of *Larix principisrupprechtii* [J]. Acta Ecologica Sinica, 41(5): 1885-1893. [刘宪钊，韩文斌，高瑞东，等，2021. 不同环境类型对华北落叶松分布的潜在影响 [J]. 生态学报，41(5)：1885-1893.]

LOZANO YM, AGUILAR-TRIGUEROS CA, FLAIG IC, et al., 2020. Root trait responses to drought are more heterogeneous than leaf trait responses [J]. Functional Ecology, 34(11) : 2224-2235.

MA Q, LIANG YL, YU D, et al., 2024.Characteristics of leaf stoichiometry and the driving

factors of *Ammopiptanthus mongolicus*, China [J]. Chinese Journal of Applied Ecology, 35(4):909-916. [马琴，梁咏亮，余殿，等, 2024. 沙冬青叶片化学计量特征及其驱动因素 [J]. 应用生态学报，35(4)：909-916.]
MA XY, FAN K, 2023. Initial Examination of Interdecadal Shifts and Causes of Summer and Autumn Dryness and Wetness in Northwest China over Recent Decades [J]. Chinese Journal of Atmospheric Sciences, 47(4):943-956. [马潇祎，范可，2023. 近几十年中国西北夏秋季干湿年代际变化及成因初步分析 [J]. 大气科学，47(4): 943-956.]
MAO KZ,GAO MJ, WU R, et al., 2024. Tree shape structure and leaf trait responses to habitat elements of *Bombax ceiba* [J]. Guihaia, 44(5):863-872. [毛开泽，高漫娟，吴睿，等，2024. 木棉树形结构和叶性状对生境要素的响应研究 [J]. 广西植物，44(5)：863-872.]
MCGILL BJ, ENQUIST BJ, WEIHER E, et al., 2006. Rebuilding community ecology from functional traits [J]. Trends in Ecology & Evolution, 21(4): 178-185.
MEIER IC, LEUSCHNER C, 2008. Leaf size and leaf area index in *Fagus sylvatica* forests: competing effects of precipitation, temperature, and nitrogen availability [J]. Ecosystems, 11(5): 655-669.
NAUD L, MÅSVIKEN J, FREIRE S, et al., 2019. Altitude effects on spatial components of vascular plant diversity in a subarctic mountain tundra [J]. Ecology and Evolution, 9(8): 4783-4795.
NIU XJ, NIE J, YANG ZY, et al., 2020. Leaf morphological responses of *Indigofera bungeana* to drought stress [J]. Acta Botanica Boreali-Occidentalia Sinica, 40(4): 613-623.[牛雪婧，聂靖，杨自云，等，2020. 河北木蓝叶表型对干旱胁迫的响应 [J]. 西北植物学报，40(4)：613-623.]
SCOFFONI C, CHATELET DS, PASQUET-KOK J, et al., 2016. Hydraulic basis for the evolution of photosynthetic productivity [J]. Nature Plants, 2(6):16072.
SEPASKHAH AR, TAFTEH A, 2013. Pedotransfer function for estimation of soil-specific surface area using soil fractal dimension of improved particle-size distribution [J]. Archives of Agronomy and Soil Science, 59(1): 93-103.
SIEFERT A, VIOLLE C, CHALMANDRIER L, et al., 2015. A global meta-analysis of the relative extent of intraspecific trait variation in plant communities [J]. Ecology Letters, 18(12): 1406-1419.
SUN M, TIAN K, ZHANG Y, et al., 2017. Research on leaf functional traits and their environmental adaptation [J]. Plant Science Journal, 35(6): 940-949.[孙梅，田昆，张贇，等，2017. 植物叶片功能性状及其环境适应研究 [J]. 植物科学学报，35(6)：940-949.]
TIAN YL, YANG H, WANG FL, et al., 2021.Differences of Leaf Functional Traits of *Pinus tabuliformis* and Its Response to Altitude Gradient in the Middle of Qingling Mountains [J]. Acta Botanica Boreali-Occidentalia Sinica, 41(2): 300-309. [田岳梨，杨航，王芳玲，等，2021. 秦岭中段山脊油松叶功能性状差异及其对海拔梯度的响应 [J]. 西北植物学报，41(2)：300-309.]
VAN DER SCHRIER G, BARICHIVICH J, BRIFFA KR, et al., 2013. A scPDSI-based global data set of dry and wet spells for 1901–2009 [J]. Journal of Geophysical Research: Atmospheres, 118(10): 4025-4048.
VILE D, GARNIER É, SHIPLEY B, et al., 2005. Specific leaf area and dry matter content estimate thickness in laminar leaves [J]. Annals of Botany, 96(6): 1129-1136.
VIOLLE C, NAVAS M-L, VILE D, et al., 2007. Let the concept of trait be functional [J]. Oikos,

116(5): 882-892.
WANG R, FAN H,LI JR, et al., 2021. Leaf functional traits and water use characteristics of *Ammopiptanthus mongolicus* in west ordos [J]. Journal of Inner Mongolia Forestry Science ＆ Technology, 47(4): 7-12.[王茹，樊华，李锦荣，等，2021. 西鄂尔多斯沙冬青叶片功能性状和水分利用特征 [J]. 内蒙古林业科技，47(4)：7-12.]
WANG X, JI M, ZHANG Y, et al., 2023. Plant trait networks reveal adaptation strategies in the drylands of China [J]. BMC Plant Biol, 23(1): 266.
WANG XY, CHEN XS, DING QP, et al., 2018. Vegetation and soil environmental factor characteristics， and their relationship at different desertification stages: a case study in the Minqin desert-oasis ecotone [J]. Acta Ecologica Sinica, 38(5): 1569-1580. [王新源，陈翔舜，丁乾平，等，2018. 不同荒漠化阶段植被生态特征对土壤环境因子的响应——以民勤荒漠绿洲过渡带为例 [J]. 生态学报，38(5)：1569-1580.]
WEI LZ, BAIKETUERHAN Y,YERKEN T, et al., 2024. Relationships among Leaf Structural Characteristics and DBH Growth of *Picea schrenkiana* var. *tianschanica* [J]. Guangxi Forestry Science, 53(1): 57-61. [魏立志，叶尔江・拜克吐尔汉，唐努尔・叶尔肯，等，2024. 天山云杉叶结构型性状与胸径生长的关系 [J]. 广西林业科学，53(1)：57-61.]
WELLS N, GODDARD S, HAYES MJ. 2004. A Self-Calibrating Palmer Drought Severity Index [J]. Journal of Climate, 17(12): 2335-2351.
WRIGHT IJ, REICH PB, CORNELISSEN JHC, et al., 2005. Assessing the generality of global leaf trait relationships [J]. New Phytologist, 166(2): 485-496.
YANG H, LI Y, WU M, et al., 2011. Plant community responses to nitrogen addition and increased precipitation: the importance of water availability and species traits [J]. Global Change Biology, 17(9): 2936-2944.
YANG Q, ZHU RJ, YANG CY, et al., 2022. Variation in leaf functional traits of *Bombax ceiba* Linnaeus communities based on tree structure [J]. Acta Ecologica Sinica, 42(7): 2834-2842.[杨 巧，朱润军，杨畅宇，等，2022. 基于树形结构的木棉叶功能性状差异性研究 [J]. 生态学报，42(7)：2834-2842.]
YAO JN, DAI JX, LIU X, et al., 2024. Analysis of bacterial community structure and function in rhirosphere soil of typical shrub in desert steppe of Ningxia [J]. Acta Ecologica Sinica, 44(20): 1-15.[姚佳妮，代金霞，刘爽，等，2024. 宁夏荒漠草原典型灌丛根际土壤细菌群落结构与功能分析 [J]. 生态学报，44(20)：1-15.
YU H, PAN ZT, CHEN ZQ, et al., 2021. Effects of nitrogen addition on soil chemical properties and leaf functional traits of *Dicranopteris dichotoma* in the red soil erosion area of southern China [J]. Chinese Journal of Applied and Environmental Biology, 27(1): 46-53. [余华，潘宗涛，陈志强，等，2021. 氮添加对侵蚀退化红壤化学性质及芒萁叶功能性状的影响 [J]. 应用与环境生物学报，27(1)：46-53.]
ZHANG H, HU HY, LI HX, et al., 2023. Physiological response and transcriptome analysis of the desert steppe dominant plant *Lespedeza potaninii* to drought stress [J]. Acta Prataculturae Sinica, 32(7): 188-205. [张浩，胡海英，李惠霞，等，2023. 荒漠草原优势植物牛枝子对干旱胁迫的生理响应与转录组分析 [J]. 草业学报，32(7)：188-205.]
ZHANG J, MA YM, WANG SS, et al., 2023. Physiological responses of young *Ammopiptanthus mongolicus* to soil water loss and rehydration under different temperature [J]. Journal of Arid Land Resources and Environment, 37(3): 150-161.[张俊，马迎梅，王树森，等，2023. 不同温度条件下沙冬青幼树对土壤失水及复水的生理响应过程 [J]. 干旱区资源与环境，37(3)：

150-161.]